第 20 卷第 4 期
2000 年 7 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.20,No.4
July,2000

白桦的开花时间及生殖构件的数量与树龄和树冠层次的关系

祖元刚[1],毛子军[1],袁晓颖[2],赵玉香[1]

(1. 东北林业大学森林植物生态学开放研究实验室,哈尔滨 150040;2. 东北林业大学森林资源与环境学院,哈尔滨 150040)

摘要:白桦的初始开花结实年龄在不同生境、不同起源情况下是有很大差别的。在相同的生境下,实生苗比萌生苗的始花年龄晚 6a 以上,中生生境的林分始花期要早于湿生生境的林分,在同一年中花期的早晚因林龄而异。花序构件种群、生殖枝构件种群以及生殖枝花序数量都与树龄直接相关。花序构件数量壮年期 > 老龄期 > 结实初期。在同一生殖个体上,构件数量雄花序为中层 > 上层 > 下层,雌花序数量为上层 > 中层 > 下层。每个生殖枝平均的花序构件数量在 50 ~ 60a 后一直维持在很高的水平。老龄树生殖构件的减少是生殖枝的减少,而不是每枝生殖构件的减少造成的,花序构件数量随郁闭度的增大而减少。

关键词:白桦;开花生态学;生殖构件

The blooming and production of reproductive modules in relation to tree age and their position within crowns in *Betula platyphylla*

ZU Yuan-Gang[1], MAO Zi-Jun[1], YUAN Xiao-Ying[2], ZHAO Yu-Xiang[1] (1. *Open Research Laboratory of Forest Plant Ecology, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*; 2. *Faculty of Forest Resources and Environment, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*)

Abstract: The time of first blooming and fruiting of birch varied greatly in different habitats and origins. On the same habitat, seed-origin plant bloomed over 6 years later than that from sprouts. The first flowers in mesic site appeared earlier than those in wet site. Blossom date within a year also varied among different stands. Catkin module number, reproductive branch number, and the number of catkins per reproductive branch were directly related to the age of tree. The number of catkin modules in middle-aged trees > that of old trees > that of trees in initial fruiting phase. The number of male catkins in the middle crown layer > that in top layer > that in bottom layer, while the number of female catkins in the top crown layer > that in middle layer > that in bottom layer. The number of catkins per reproductive branch remained constant after a birch tree reaching 50 ~ 60 years old. Decrease in the total number of reproductive modules in old trees was due to the decrease in the total number of reproductive branches, instead of the decrease in the number of reproductive modules per reproductive branch. In addition, the number of catkin modules decreased when canopy density increased. Female catkin modules occued mostly in top or middle canopy layer. This might be resulted from distributive adoption of birch reproduction to light sources.

Key words: *Betula platyphylla*; blossom; reproductive module

文章编号:1000-0933(2000)04-0000-00 **中图分类号**:S792.153 **文献标识码**:A

白桦(*Betula platyphylla* Suks.)隶属于桦木科(Betulaceae)桦属(*Betula*),是我国东北林区次生林先锋

基金项目:黑龙江省杰出青年科学基金资助项目

收稿日期:1999-02-04 **修订日期**:2000-02-15

作者简介:祖元刚(1954 ~),男,吉林省镇赉人,教授、博士生导师。主要从事植物生态学研究。

树种。其分布面积广,蓄积量大。作为一种次生林演替的优势速生用材树种,研究其生殖特性,对于进一步发展和利用白桦种群具有重要意义[1,2]。白桦作为高等植物,其花、花序、果实和种子,甚至着生这些器官的生殖枝均可称为生殖构件[3]。每种植物的生殖构件都有一定的分布格局和数量变化动态[4~8]。白桦在不同构件层次上具有的特性曾有报道,即在枝级水平上,有只着生雌花序的雌性枝条,只着生雄花序的雄性枝条,或是两种花序都含有的两性枝条 在花序水平上,绝大多数是单性体,只有极少数花序先端部分(远轴端)着生雌花,基部(近轴端)着生雄花 在花构件水平上都表现为单性体[9]。但白桦生殖构件的时空分布格局是动态变化的。白桦这方面的研究尚未见报道。本研究是在生殖枝、花序和花 3 个水平上针对以上问题对不同生境中白桦生殖构件数量变化与树龄及树冠层次的关系进行了比较研究。

1 实验地的自然概况

实验地设在东北林业大学帽儿山实验林场。该林场位于黑龙江省东南部,地理坐标在东经 127°28′26″~127°43′14″,北纬 45°14′30″~45°29′20″。本区属长白山系张广才岭西北部小岭的余脉。气候属大陆性温带气候,较为干燥,年降水量 723.8mm,四季较为分明,冬长夏短,无霜期 120d 左右。土壤为暗棕壤。

2 研究方法

2.1 样地的选择

观测样地设在帽儿山林场丰产林实验基地。选中生生境的林分(羊胡苔草-榛子-白桦林、苔草-柳叶绣线菊-白桦林),湿生生境(苔草-沼柳-白桦林)的不同林龄的林分为研究对象。样地面积为 $300 \times 500m^2$。其中中生生境立地条件较好,位于海拔 390~420m,东南坡向,坡度为 10°,郁闭度在 60% 以上。湿生生境为山谷的低湿地,海拔 380m,郁闭度在 40% 左右。

林分郁闭度采用树冠投影法[10],按一定比例将树冠投影标绘在图纸上,然后从图纸上计算树冠投影总面积与林地面积的比值。

2.2 生殖物候学观测方法

在两个生境的样地中,以 10a 为 1 个龄级,中生生境从 15a,湿生生境从 20a 开始,每龄级选 5 株生长发育正常的标准木进行观测,从 4 月份(树液流动)到 9 月份(越冬花序形成),记录各个发育阶段的物候期。

2.3 生殖构件的调查统计方法

选中生生境不同郁闭度林分中 25 年生白桦标准木,于花期伐倒后,分别统计树冠上、中、下层 5 年生的生殖枝数,每层阴、阳、侧面各取标准枝 2 个,统计雌雄花序数,并在各层取雌雄花序 10 枚,在体视显微镜下计花数。在中生生境,郁闭度为 0.3~0.4、光照充足的白桦疏林中,从 15a 开始,每 10a 为 1 龄级。每一龄级选 1 株标准木做上述调查,以分析生殖构件数量与树龄的关系。

3 结果与分析

3.1 开花节律

通过 1997 年 4~5 月份在帽儿山实验林场丰产林实验站的观测发现,白桦在不同年龄阶段、不同生境其花期不尽相同。

在同一年中,羊胡苔草-榛子-白桦林群丛,林龄为 20a 的林分,花期比林龄 48a 的林分滞后 4d 比林龄 61a 的林分滞后 5d,比林龄为 36a 的苔草-柳叶绣线菊-白桦林的花期早 5d。并且,生长在高海拔地带的白桦花期比生长在低海拔地带的同龄白桦的花期要早,林缘的比林内的早。这一结果说明,树木本身的营养状况、生理条件,生境状态(光、水、热条件)是开花提前的原因之一。

白桦的初始结实年龄在不同生境、不同起源情况下也是有很大差别的。同是实生起源的白桦,生长在阳坡林缘的林木 12a 开始开花结实,林内的最早也要 15a 才开花。萌生起源的白桦,生长于阳坡的孤立木,6a 左右即可开花,而林内的最早要 8a 才能结实。苔草-柳叶绣线菊-白桦林中,白桦的初结实年龄为 20a 左右,苔草-沼柳-白桦林中,白桦的初始结实年龄是 25a 以上,即白桦作为长命木本植物,在经历了幼年期营养生长和营养物质积累以后,当营养生长达到一定程度时才开始花芽分化,这时从营养生长转入生殖生长。这种生殖生长,除了个体间的差异外,好的环境条件、萌生起源以及良好的林木生长发育状况,都有助于营养物质的积累,结实也早。故而改善营养条件和环境条件能促进白桦的提早开花。据报道,芬兰在塑料温室内,人工模拟气候的变化,使二、三十年才能开花结实的疣皮桦,在 251d 内结实,生产出能发芽的种子,从而证明了营

万方数据

养物质的积累量是决定树木初始结实年龄的重要原因。

白桦个体植株不同部位分布的花,开放时间也不一样。同一株树,树冠下层的雄花序先下垂开放,然后依次是中层和上层,大约可相差 1 ~ 2d。一个雄花序上的花,靠近花序轴基部—近轴端的先开,然后渐次向上到远轴端,甚至有的花序从基部花散粉到顶部花散粉可持续 4 ~ 5d。雌花序则是远轴端的花柱头先伸出变红,近轴端的伸出较晚,颜色也淡,但柱头较远轴端花的要长、粗大。这些特征也许有利于授粉。就其生理特性而言,生殖构件在树冠和生殖枝上的发育顺序可能与营养物质的就近运输密切相关,白桦的雄花序在初春到 4 月份开始萌动,一直到发育成熟开花,营养物质主要来源于前一年的积累,树液流动的方向是由根或树干向生殖枝再到花序,最后到花,近地端和近轴端的生殖结构先得到养分,然后剩余部分再向远地端、远轴端生殖构件运输。所以,近地端、近轴端的最早发育成熟,远地端、远轴端的发育较慢。雌花序和雄花序略有不同,混合芽开绽,远轴端先露出开展,近轴端则稍滞后。

3.2　花序构件的时空分布格局

本研究表明,在个体水平上,花序构件及其数量在不同冠层上的分布存在差异。在种群水平上,花序构件种群数量随树龄呈动态变化。

3.2.1　花序构件的空间分布格局　生长于中生生境、郁闭度 40% 林分中 35 年生白桦个体,其花序大部分分布在树冠上层和中层,占总数的 92%,仅有 8% 的分布于树冠下层(图 1)。雄花序在中层居多,上层次之,下层最少;雌花序则是在树冠上层分布最多,中层次之,下层最少。这种分配格局的形成是白桦对光因子适应的结果。在郁闭度较小时,树冠上层和中层光照充足,净光合速率大,同化作用强,积累的营养物质多,故而用于生殖的投资大于树冠下层。图 1 表明,花序构件在不同层次上的分布存在差异。中层与上层花序总数相当,中层雄花序数量多于上层。但这并不能说明中层的生殖投资等于或大于上层,而是树冠中层的生殖枝数目要多于上层造成的。实际上每个生殖枝上的花序数在两个层次上存在很大差异,树冠上层有生殖枝 17 个,每生殖枝花序数为 206 个,而中层生殖枝则有 47 个,每生殖枝花序仅有 75 个,如按每枝统计,中层依然较上层的投资相去甚远。图 1 还表明,雌雄花序从上到下的减小幅度不同。雄花芽的分化位置在当年生小枝的顶端,分布在树冠的外围,雌花芽的分化位置在小枝的侧生叶腋处,雌花序从上到下数量锐减,减少的幅度远大于雄花序;图 1 也表明,在树冠上层雌花序数量大。原因之一是生殖与营养生长的竞争所至,树冠上层枝条高生长旺盛,尤其是顶芽的生长更为迅速,顶端叶片光合同化的营养物质多向顶芽输送,雄花芽分化数量由此受到影响。另外,树冠上层由于光合作用强,侧生叶腋大部分都分化混合芽,有少数芽中甚至有 2 ~ 3 个雌花序生成。在当年生小枝的顶端则至多只能有 3 个雄花芽分化形成。

3.2.2　花序构件种群数量随树龄的变化动态　白桦 15a 时开始结实,标志着幼龄期的结束,成年期的开始。自此每年结实一次,直至衰老死亡。生殖周期从前一年的 6 月份到第二年的 8 月份共 15 个月,生殖交错期 3 个月。

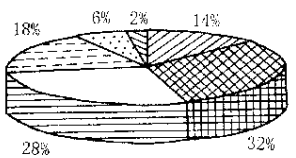

图 1　中生生境 35 年生白桦花序数量分布饼形图

Fig. 1　Catkin distribution within crowns for 35-years old trees of *Betula platyphylla* in mesic habitat

$N = 5$

上,中,下层雄花序 Male catkins in upper, middle and lower parts of the crown

上,中,下层雌花序 Famale catkins in upper, middle and lower parts of the crown

白桦种群生殖构件数量与树龄密切相关(图 2),在郁闭度 40% 的羊胡苔草-榛子-白桦林群落(中生生境)中,花序随生殖个体年龄的增大,数量呈增长趋势,在 55a 时达到最高值,以后逐渐下降。生殖枝数、每生殖枝上的花序构件数量与树龄也密切相关。每生殖枝花序数量随年龄的变化为一双峰——平台曲线,25a 时为第一个高峰,45a 下降,55a 时到第二个高峰,以后基本维持在高水平不变。枝级系统(生殖枝数)在 55a 时数目最大,以后逐渐减少。这一结果说明,生殖构件数量与白桦生殖个体所处的生长阶段有关。45a 以前,白桦主要进行高

万方数据

生长和径生长,尤其在 45a 时,表现更为明显,虽然在 25a 时每生殖枝上的花序数量已接近最高水平,但其生殖枝数量较少,大部分枝条仍为营养枝,以维持旺盛的生长,抢占群落上层空间,克服种内资源的竞争。45a 以后,白桦由以营养生长为主转向生殖生长为主,枝级系统不断增大,生殖枝数已经接近生殖个体总数的 100%,并且每年生殖枝花序数量回升,至 55a 达最高点并维持在高水平不下,产生数量巨大、质量优良的种子。55a 以后,树木逐渐步入老龄,枝条由于同化能力的降低而逐渐细弱,部分枝条开始死亡,生殖枝数量下降,但此时每生殖枝花序数量并不减少,只是雄花序上聚生的花发育迟缓、败育的比率大增,有的全序败育,相当一部分是靠近花序轴基部的花能够发育,上部的死亡。雌花序败育率也同样增大,种子品质下降。

3.2.3 两个水平种群的密度制约 在环境适宜的中生生境,白桦种群同龄性较强,其年龄的标准差 S 均小于 7,为相对同龄林。随年龄的增长,种群通过自疏作用调解自身密度(见表 1),种内资源竞争趋于缓和,这也是在成过熟生殖个体上每序生殖枝数量稳定在高水平的原因之一。由于生殖与年龄直接相关,为了说明白桦生殖个体种群密度与生殖构件种群数量变动两个因子之间的关系,在相似生境(阳坡,坡度 10°左右,中生,纯林,海拔 380 ~ 400m)、不同郁闭度林分中,选取 23 ~ 25 年生白桦伐倒调查其花序构件数量,结果见表 2。从表 2 中可以看出,郁闭度增大,花序构件数量和生殖枝花序数量均减少,不过生殖枝数量并不受郁闭度的影响。另外,从花序空间分布来看,树冠下层生殖构件分布比率随林分郁闭度增大而减小,郁闭度越大,花序越集中分布在中、上层。这说明生殖个体上花序构件种群内营养竞争随郁闭度的增大而加剧。

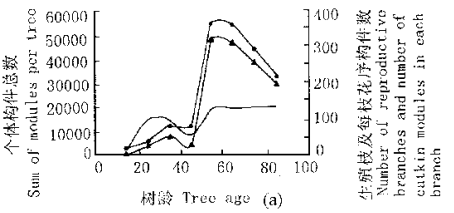

图 2 羊胡苔草-榛子-白桦林群落中生殖构件数量随树龄的变化关系

Fig.2 Relationship between number of reproductive modules and tree age for the birch in *Carex arcallitrichos-Corylus heterophylla-Betula platyphylla* association

—▲—花序构件数 Number of catkin modules,—●—生殖枝数 Number of reproductive branches,——每生殖枝花序数 Number of catkins in each reproductive branch

表 1 中生生境白桦种群的年龄结构、种群密度和群落特征

Table 1 Age structure, population density and some stand properties of *Betula platyphylla* stands on mesic habitat

样地编号 Plot No.	树种组成** Tree composition	密度 Density (N/hm²)	平均年龄 Mean age (a)	龄级 Age class (a)	标准差 Standard deviation	平均胸径 Mean d.b.h. (cm)	林分高度 Stand height (m)
97-07*	白桦、水曲柳①	71498	6	1 ~ 11	2.2	—	1.01
97-03	10 白** ②	4925	20	13 ~ 32	5.3	6.4	9.7
97-04	10 白 + 柞③	675	48	36 ~ 57	6.3	18.8	16.6
97-02	9 白 1 黄 + 榆④	275	61	54 ~ 61	4.4	21.4	19.6

①*Betula platyphylla* + *Fraxinus mandshurica* ②10*Betula platyphylla* ③10*Betula platyphylla* + *Quercus mongolica* ④9*Betula platyphylla* + 1*Phellodenderon amurense* + *Ulmus* sp. *代表该样地属皆伐迹地 Secondary stand on clear-cutsite. ** 树种组成中"10 白"为白桦纯林;"10 白 + 柞"为白桦纯林,其中有极少量蒙古栎;"9 白 1 黄 + 榆"为林分组成中 90%为白桦,10%为黄波罗,还有极少量榆树。

4 结 论

以上研究结果表明,白桦的初始开花结实年龄与其起源和生境条件有关,在相同的生境条件下,实生苗始花年龄要晚于萌生苗 6a 以上 中生生境的林分始花期要早于湿生生境的林分。林龄不同,同一年的花期也不相同,壮年个体的花期早于刚进入结实年龄的个体与老龄个体的花期。

白桦的生殖周期较长,为 15 个月,具 3 个月之久的生殖交错期,蕾期长 11 个月,花期 7d,果期近 3 个月,各生殖构件的生长高峰期互相交错。

万方数据

表 2　不同郁闭度林分中 25 年生白桦花序构件的数量变化

Table 2　Change of catkin module of 25 years old *Betula platyphylla* stand with different canopy density

郁闭度 Canopy density	花序构件总数 Total of catkin modules	花序构件比率 Catkin module rate(%)			生殖枝数量 Number of reproductive branches	每生殖枝花序数 Number of catkin in each reproductive branch
		树冠上层 Upper layer of crown	树冠中层 Middle layer of crown	树冠下层 Lower layer of crown		
0.3	3811	51.9	23.6	24.5	38	100
0.5	3005	20.1	58.8	21.1	49	61
0.7	1409	78.3	14.1	7.6	31	45

花序构件种群、生殖枝构件种群以及每生殖枝花序数量都与树龄密切相关。花序构件数量壮年期 > 老龄期 > 结实初期。在同一生殖个体上,构件数量中层 > 上层 > 下层,雌花序构件数量一直维持在很高的水平,老龄树生殖构件的减少是生殖枝的减少,而不是每枝生殖构件的减少造成的;花序构件数量随林分郁闭度的增大而减少。

参考文献

[1] 陈之端.桦木科植物的系统发育和地理分布.植物分类学报,1994,32(1):1 ~ 31.

[2] 孙　冰,等.白桦种群的年龄结构及其群落演替.东北林业大学学报,1994,22(3):43 ~ 48.

[3] 方炎明.植物生殖生态学.济南:山东大学出版社,1996.70.

[4] Cox P A. Vertebrate pollination and the maintenance of dioecism in *Freycinetia*. *Amer*. *Net*.,1982,**120**:65 ~ 80.

[5] Ellstrand N C. Multiple paternity within the fruits of wild radish, *Raphanus sativus*. *Amer*. *Nat*.,1984,**123**:173 ~ 185.

[6] Lovett Doust J. Experimental manipulation of patterns of resource allocation in the growth cycle and reproduction of *Smyrnium olusatrum* L. *Biol*. *J*. *Linn*. *Soc*,1980,**13**:155 ~ 166.

[7] Primack R B and Lloyd D G. Andromonoecy in the New Zealand montane shrub Manuka, Leptospermum scoparium (Myrtaceae). *Ameer*. *J*. *Bot*.,1980,**67**:361 ~ 368.

[8] Thomson J D and Barrett S C H. Temporal variation of gender in *Aralia hispida* Vent. (*Araliaceae*). *Evolution*,1981,**35**:102 ~ 1107.

[9] 宋　毅,等.白桦雌雄花同花序的记述.西北林学院学报,1992,7(1):79 ~ 80.

[10] 云南大学生物系编.植物生态学.北京:高等教育出版社,1980.

万方数据